Tome 43, nº 15. — Mars 1936.

Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden.

7. TEIL

Über starke und schwache Orientierungsreize

von

Wolfgang WEYRAUCH

Mit 4 Textfiguren.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

In den letzten Jahren prallen in der Verhaltensforschung der Tiere immer stärker und häufiger zwei entgegengesetzte Richtungen aufeinander. Die ältere Auffassung der Nur-Sinnesphysiologen und die neuere Auffassung der mehr psychologisch und biologisch Eingestellten. Die Sinnesphysiologen, die in den letzten Jahrzehn-

ten fast ausschliesslich das Arbeitsfeld beherrschten, sehen das Tier als eine Maschine an und versuchen, sein gesamtes Verhalten auf Einzelreaktionen zurückzuführen, die auf bestimmte Reize zwangsläufig eintreten. Die Anhänger dieser Richtung gingen im Extrem so weit, die Bewegungsenergien als unmittelbare Folge der Reizenergie zu deuten (Loeb). Diese extreme Anschauung gilt heute allgemein als unhaltbar. Aber auch der gemässigtere Versuch, der daran festhält, das Tier als Maschine zu betrachten (G. Bohn, v. Buddenbrock), verliert immer mehr an Boden, nachdem um 1928 die ganzheitliche und psychologische Betrachtungsweise sturmartig in die Verhaltensforschung der Tiere hereinbrach und seitdem in schneller Ausbreitung begriffen ist. Nach dieser ganzheitlichen Betrachtungsweise erschöpft sich das Verhalten eines Tieres nicht in starren Einzelreaktionen und Kombinationen aus solchen. Als Wesentlichstes erscheint hier die planvolle Ordnung verschiedenster Einzelreaktionen mit Bezug auf ein bestimmtes Ziel. Durch dieses Ziel werden die Mittel bestimmt. Dem Maschinentheoretiker dagegen erscheint das Ziel mehr beiläufiger Nebenerfolg des zwingenden Kausalverhältnisses zwischen bestimmtem Reiz und bestimmter Reaktion. Demgegenüber legt die synthetische, organische Denkeinstellung besonderen Wert darauf, dass erst durch das zentrale übergeordnete, regulierende Nervensystem mit Bezug auf das jeweilige Ziel bestimmt wird, welche von vielen gegebenen Reizen wirksam werden und welche anderen dadurch « intrazentral » ausgeschaltet werden (Alverdes). Dieser organischen Auffassung zufolge ist die Wirksamkeit eines orientierenden Reizes nicht nach seiner absoluten Stärke (Ausdehnung + Intensität) bemessen, sondern nach der biologischen Bedeutung, die ihm das Tier beilegt. Für die Richtigkeit dieser Anschauung bringt auch die vorliegende Untersuchung wieder einen Beleg.

Frühere Versuche.

Es ist bekannt, dass Geruchssinn und Gesichtssinn die Orientierung der Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* Ltr. beeinflussen können. Forel (1874) setzte *Lasius fuliginosus* auf einer sonnigen Landstrasse aus, an der sich sonst keine auffallenden Orientierungsmerkmale befanden. Die Ameisen stellten sich beständig auf den

Körper des Beobachters ein und folgten ihm. Nach R. Brun (1914) beweist dieser Versuch mit Sicherheit: « Dass diese (nicht einmal besonders gut sehenden) Ameisen ein grosses Objekt aus einer Entfernung von 2-3 m wahrnahmen und sich nach ihm zu orientieren imstande waren ». Zweifelhaft scheint mir, ob in diesem Versuche, wie Radl (1903) meint, die Orientierung nach dem dunklen Feld erfolgte, durch das sich der Körper des Versuchsleiters von der Umgebung abhob. Es wäre auch möglich, dass sich die Ameisen nach dem einzigen Merkmale orientierten, das durch seine gestaltliche Gliederung aus einer einförmigen Umgebung stark hervortrat. Und die Orientierung nach einem Dunkelfelde ist von der nach einer Form von beliebiger Farbtönung nach meinen Ausführungen im 5. Teile der « Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden » sehr verschieden. Weiterhin stellte Brun (1914) fest, dass bei *Lasius fuliginosus*, die sich nach seiner Ansicht überwiegend nach dem Geruchssinn orientiert, der Gesichtssinn doch eine so grosse Rolle spielt, dass eine Lichtquelle (im Spiegelversuch Santschis) ihre Orientierung selbst dann beeinflussen kann, wenn sie sich auf alten, stark begangenen Geruchsfährten befindet.

Ich erweitere die Ergebnisse über die Orientierung dieser Ameise durch folgende Versuche.

Die Orientierung von Lasius fuliginosus nach optischen Reizen

a) *nach der Helligkeit.*

Versuch 1. — Ich fange Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* von einem Weidenstamm, an dem sie laufen. Ich setze die Tiere 10 Minuten später auf einer ebenen Landstrasse in weit freiem Feld- und Wiesengelände aus, das sonst keine auffallenden Orientierungsmerkmale bietet. Die Landschaft liegt im schräg seitlich einfallenden Lichte der Abendsonne, die bald hinter dünnem Wolkenschleier verborgen ist, bald frei strahlt. Abbildung 1 zeigt, wie die Ameise unmittelbar nach Freilassung eine Spurkurve beschreibt, die bei aller Unregelmässigkeit ihres Verlaufes im Ganzen doch deutlich in Form eines Kreises geschlossen ist, der einen Durchmesser von durchschnittlich 20-30 cm hat. Dann führt

der Weg der Ameise ziemlich genau vom Sonnenlichte fort. Ich sitze während der Aufzeichnung dieser Spurkurven niedergeduckt in einem Graben neben der Landstrasse.

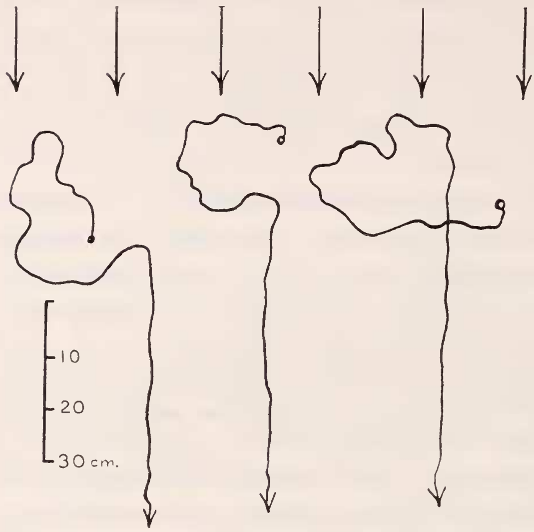


Abb. 1.
Spuren verschiedener Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* nach Freilassung im ebenen freien Gelände. *o* = Startpunkt. Die Pfeile geben die Richtung des seitlich einfallenden Lichtes der Abendsonne an.

Versuch 2. — Ich wiederhole den Versuch am nächsten Tage in der frühen Morgensonne an derselben Stelle der Landstrasse. Die Ameisen laufen nach der kreisförmigen Schleife wieder gerade von der Sonne fort, diesmal also in fast entgegengesetzter Richtung als in Versuch 1.

Folgerung aus Versuch 1 und 2: Im weit freien, gleichmässigen Gelände, in dem Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* andere Orientierungsmerkmale fehlen, fliehen sie das seitlich einfallende Licht der Sonne.

b) *nach Formen.*

Versuch 3 (nach Forel 1874). — Wenn ich aus dem Graben, in dem ich in Versuch 1 und 2 sitze, aufstehe, stellt sich das Versuchstier sofort auf mich ein und folgt mir, solange ich mich nicht über 1,80-2,40 m von ihm entferne. Die Ameise folgt mir dauernd, gleich ob ich einige Zeit dieselbe Richtung einhalte oder die Laufrichtung alle Augenblicke wechsle. Mit dieser Einstellung auf den Beobachter ist stets zwangsläufig eine plötzliche Erhöhung der Laufgeschwindigkeit verbunden. Ausserdem ist die Spurkurve gerader als beim Laufe vom Sonnenlichte fort.

Um zu erfahren, was in diesem Versuche die Ameise leitet, ob die dunkle Fläche meines dunkelgrauen Anzuges, oder ein

Merkmal, das sich durch seine F o r m von einer einförmigen Umgebung deutlich abhebt, stellte ich folgende Versuche an.

Versuch 4. — Ich trage auf eine weisse Kartonwand drei kleine kreisscheibenförmige schwarze Punkte auf, deren Grösse, Lage und Abstand voneinander Abbildung 2 angibt. Diese Wand stellte ich vor Beginn des Versuches senkrecht so in das Versuchsfeld, dass die Ameise nach einer längeren Wegstrecke darauf trifft. Sobald die Ameise dieser Wand auf 15 cm nahe gekommen ist, schwenkt sie aus ihrer Laufrichtung ab und läuft auf einen der schwarzen Punkte zu, und das schneller und genauer als vorher von der Sonne fort. Siehe dazu Abbildung 3. Durch Verschiebung der Kartonwand liess sich die am Punkte festhaltende Ameise in jede beliebige Richtung lenken.

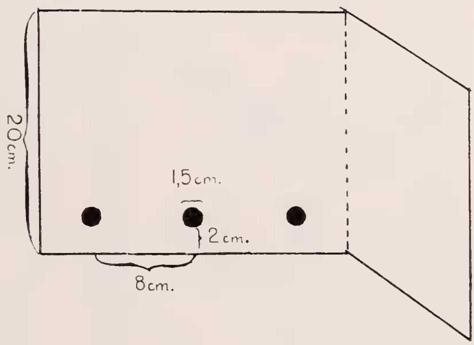


ABB. 2.
Seitensicht auf eine Wand aus weisser Pappe, die an der punktierten Kante winklig geknickt ist. Zur Veranschaulichung der Grösse, Lage und Abstände der drei aufgetragenen schwarzen Kreisscheiben.

Ergänzung zu Versuch 4: Sobald die Ameise die Kartonwand erreicht hat, läuft sie an dieser entlang. Wenn sie deren seitliche Führung verliert, läuft sie (siehe Abb. 3) in einigen unregelmässigen Kurven — anscheinend Suche nach der verlorenen seitlichen Führung der Wand — und stellt sich dann von neuem dauernd in Richtung von der Sonne fort ein.

Versuch 5. — Verschob ich den Karton so schnell, dass die Ameise dem fixierten Punkt nicht folgen konnte, so stellte sie sich ebenso auf jeden anderen der drei Punkte unvermittelt ein.

Folgerung aus Versuch 4 und 5: Versuch 5 zeigt, dass die Ameise sich in Versuch 4 nach einem e i n z e l n e n Punkte orientiert und nicht nach dem Situationsganzen der Lage der Punkte zueinander. Der Wert einer einzelnen schwarzen Kreisscheibe als d u n k l e Fläche ist bei ihrer Kleinheit (1,5 cm Durchmesser) so verschwindend gering, dass ihrem « Dunkel » wohl keine orientierende Bedeutung zukommen kann. Somit dürfte sich die Ameise ausschliesslich nach der F o r m des orientierenden Merkmales richten.

Versuch 6. — Um diese Annahme ganz sicher zu stellen, bot ich anstatt der kleinen schwarzen, rein weisse Kreisscheiben auf dunkelgrauem Karton in gleicher Grösse und gleicher Anordnung wie in Versuch 4. Die Ameise lässt sich von den weissen Punkten auf dunklem Grunde ebenso leiten wie von den schwarzen, gleichgeformten und gleichgrossen auf heller Fläche.

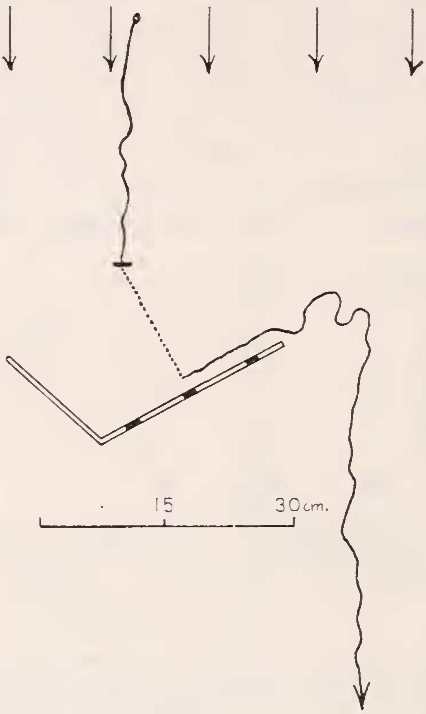


Abb. 3.

Spurkurve einer *Lasius fuliginosus* ☿. Im Versuchsfelde wurde die Wand der Abbildung 2 senkrecht aufgestellt, wie ihre doppelt linierten Umrisse in der Aufsicht zeigen.

Die Ameise nimmt die Kreisscheibe von 1,5 cm nur dann wahr, wenn sie nicht weiter als 15 cm von ihr entfernt ist. Das entspricht einem Gesichtswinkel von 6°. Wenn man die Gesamtbreite der beiden Hosenbeine des Beobachters — und nach diesen orientiert sich die Ameise wohl ausschliesslich — mit 30 cm ansetzt, erhält man für den grössten Abstand von 2,40 m, in dem die Ameise diese wahrnimmt, einen Gesichtswinkel von 5½°. Somit darf man wohl verallgemeinern, dass die Arbeiterin von *Lasius fuliginosus* Gegenstände nur soweit wahrnimmt, wie sie in horizontaler Ausdehnung einen Gesichtswinkel von nicht unter ca. 6° ausfüllen.

Das Suchen der Ameise nach wertvolleren Orientierungsmerkmalen als vorhandenen.

Warum orientiert sich die ausgesetzte Ameise nicht sofort nach der Sonne ? Warum beschreibt sie erst eine kreisförmige Kurve ? Dieser Lauf ist nicht nach irgendwelchen äusseren Reizen orien-

tiert, sondern ist ein typischer Suchgang. Nun habe ich im 8. Teile meiner « Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung » gezeigt, dass der Suchgang der höheren Arthropoden stets genauesten Bezug auf das nicht vorhandene Gesuchte hat, unabhängig davon, ob dieses nicht mehr oder noch nicht da ist. Man wird zuerst daran denken, dass die Ameise nach der verlorenen Geruchsfährte sucht, von der sie fortgenommen wurde. Aber der Suchgang nach verlorener Geruchsfährte oder verlorenem Neste ist ein ganz anderer: Er hat viel mehr Schleifen Er beginnt mit sehr engen Schnörkeln auf der Stelle. Dann werden die Schleifen allmählich grösser und erfassen immer weitere Bereiche der Umgebung (siehe Verf. 1935). Dagegen klärt sich die einfache Kreisform der Schleife und ihr verhältnismässig grosser Durchmesser durch die Annahme, dass die Ameise in der neuen und undifferenzierten Umgebung diese im gesamten Umkreise nach optischen Orientierungsmerkmalen absucht. Da solche, der Orientierung dienenden Merkmale hinreichend auffällig sein müssen, werden sie der Ameise bei der ersten Besichtigung der Umgebung nicht entgehen können. Somit genügt es ihr, sich einmal im ganzen Rundum der Umgebung umgesehen zu haben. Da nun die Sonne, wie der weitere Verlauf der Spurkurve zeigt, ebenfalls ein optisches Orientierungsmerkmal ist, und die Ameise trotzdem die Umgebung absucht, bleibt nur die Annahme, dass sie nach besseren, wertvolleren Orientierungsmerkmalen sucht als vorhandenen. Als solche erwiesen sich in Versuch 3-6 beliebige optische Formmerkmale. Um zu prüfen, ob diese Formen der Ameise nicht nur bedeutsamer als das Sonnenlicht sind, sondern überdies ihrem Anspruch auf die wertvolleren gesuchten Orientierungsmerkmale voll genügen, stellte ich folgende Versuche an:

Versuch 7. — Ich lege einen gelblichweissen, kugeligen Kieselstein von 5 cm Durchmesser auf die etwas dunklere Landstrasse in die Nähe der Stelle, an der ich die Ameise aussetze. Sobald die Ameise den Stein auf ihrem Suchgang bemerkt, bricht sie die Suche ab und eilt mit erhöhter Laufgeschwindigkeit auf den Stein zu.

Versuch 8. — Ebenso bricht die Ameise, sobald ich mich aus dem Graben erhebe, die kreisförmige Suchschleife in jedem beliebigen Anfangsstadium ab, um zu mir geraden Wegs hinzulaufen.

Ueber starke und schwache Orientierungsreize.

Der Vergleich der Versuchsergebnisse 1 und 2 einerseits mit 3-6 andererseits zeigt, dass die Wirksamkeit eines orientierenden Reizes sich nicht, wie nach der Maschinentheorie zu erwarten ist, nach seiner absoluten Stärke richtet, sondern nach der biologischen Bedeutung, die ihm das Tier beilegt. Nur darum ist beispielsweise im undifferenzierten Felde eine winzig kleine schwarze Kreisscheibe auf hellem Untergrund für die Ameise ein viel stärkerer Reiz als das unmittelbare Sonnenlicht. Nun wollen manche, einer einmal vorgefassten Meinung zuliebe, das Tier in dem Sinne als Maschine auffassen, dass zwar die Bewegungsenergie nicht im Verhältnis zur absoluten Reizstärke stehe, dass aber doch die relative Wirksamkeit eines Reizes eine unveränderliche Grösse sei. Vom Gesichtspunkt des Biologen aus erscheint dieser Versuch von Physiologen schon aus theoretischen Erwägungen völlig unzulässig. Abgesehen davon wird die Maschinentheorie auch in dieser Erweiterung durch die Versuche 1, 2, 7 und 8 *ad absurdum* geführt. Denn durch deren Ergebnisse ist erwiesen, dass die Ameise nicht mechanisch von den gerade wirksamen Reizen nach deren Stärkeverhältnis zwangsmässig geleitet wird. Denn dann müsste das Tier bei der Aussetzung sofort nach der Sonne orientiert sein und dies solange, bis stärkere Reize diese Reaktion unterdrücken. In Wirklichkeit aber genügt der Ameise ein vorhandener Reiz nicht; sie sucht nach wertvolleren und erst wenn sie diese nicht findet, begnügt sie sich mit einem unbedeutenderen Merkmal.

Die Orientierung der Ameise nach dem Winde.

Schon Santschi (1911) hat vermutet, dass die Ameisen die Windrichtung mittels der Borstenhaare der Körperoberfläche wahrnehmen könnten. Auch R. Brun (1914) hält es für möglich, « dass es Fälle geben kann, wo ein kräftiger, stets von der gleichen Seite wehender Wind als Hilfskonstante für die Orientierung mit verwertet wird ». Ich gebe im folgenden die meines Wissens erste direkte Beobachtung über den Einfluss der Windrichtung auf die Orientierung einer Ameise wieder.

An einem Versuchstage erhob sich mitten in den Versuchen Wind, der gleichmässig dieselbe Richtung einhielt, aber in der Stärke wechselte. Die Richtung des Windes war, wie die punktierten Pfeile auf Abbildung 4 angeben, der Laufrichtung der Ameisen von der Sonne fort seitlich entgegen gerichtet. Schwacher Wind, bei dem winzige Blattrestchen, die auf der Landstrasse herumlagen, nur bewegt, aber nicht fortbewegt wurden, ist durch einen einfach linierten Pfeil bezeichnet. Starker Wind, bei dem diese Blattstückchen von der Stelle fortgefegt wurden, ist durch einen doppelt linierten Pfeil gekennzeichnet.

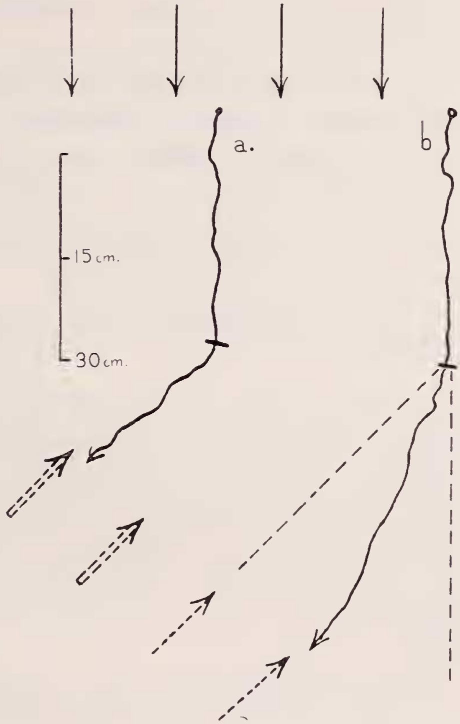


ABB. 4.

Spuren einer *Lasius fuliginosus* ☿. Die ausgezogen linierten Pfeile geben die Richtung des seitlich einfallenden Lichtes der Abendsonne an. Die punktiert linierten Pfeile zeigen die Richtung des Windes an; einfach liniert bedeutet schwacher Wind, doppelt liniert bedeutet starker Wind. Der Wind setzt an der durch den Querstrich gekennzeichneten Stelle der Spurkurve ein.

Versuch 9. — Wie Abbildung 4 *a* zeigt, gibt die Ameise bei starkem Winde die Lichtorientierung ganz auf und stellt sich ausschliesslich gegen den Wind ein.

Versuch 10. — Bei schwachem Winde dagegen (siehe Abb. 4 *b*) tritt eine Interferenz zwischen negativer Licht- und positiver Windreaktion auf. (Der Weg der Vollreaktion auf die beiden einzelnen Reize ist auf Abbildung 4 *b* punktiert liniert.)

Zusammenfassung.

Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* werden im ebenen, weit freien Gelände ausgesetzt.

1. Sie fliehen das seitlich einfallende Licht der Abend- und Morgensonne (negative Phototaxis).

2. Sie laufen dem Winde entgegen (positive Anemotaxis).

3. Der Wind wirkt ebenso stark oder stärker als das Sonnenlicht. Starker Wind unterdrückt die negative Phototaxis vollkommen, schwacher schwächt sie.

4. Die Orientierungsreaktion auf geformte optische Merkmale unterdrückt die Lichtflucht und die Windreaktion vollkommen.

5. Diese optische Reaktion ist nicht auf die Grösse oder Dunkelheit der orientierenden Fläche bezogen, durch die sich beispielsweise in Forel's Versuch der Körper des Versuchsleiters von der einförmigen Umgebung abhebt, sondern sie ist unabhängig von diesen beiden Faktoren. Denn auch optische Merkmale von sehr geringer Grösse und beliebiger Farbtönung werden als Orientierungsmerkmale verwendet, wenn sie in ihrer Form hinreichend klar umrissen sind.

6. Bei der Einstellung der Ameise auf ein solches optisches Formmerkmal wird die Laufgeschwindigkeit ruckartig plötzlich merklich und bleibend erhöht. Auch wird die Laufspur gestreckter, der Körper also genauer auf den orientierenden Reiz eingestellt als bei der negativen Phototaxis und der positiven Anemotaxis.

7. Die Wirksamkeit dieser orientierenden Reize richtet sich nicht nach ihrer absoluten physiologischen Stärke, sondern fast ausschliesslich nach der biologischen Bedeutung, die ihnen das Tier beilegt. Darum ist beispielsweise im undifferenzierten Felde eine winzig kleine schwarze Kreisscheibe auf hellem Hintergrund für die Ameise ein viel stärkerer Reiz als das unmittelbare Sonnenlicht.

LITERATUR.

1914. Brun, R. *Die Raumorientierung der Ameisen.* Jena.

1874. Forel, A. *Les fourmis de la Suisse.* Genève.

1903. Radl, E. *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere.* Leipzig.

1911. Santschi, F. *Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis.* Rev. Suisse de Zool., 19.

1936. Weyrauch, W. *Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden.* 5. Teil: *Ueber die Orientierung nach dunklen Flächen.* Zool. Anz., 113.

1935. —— *Untersuchungen und Gedanken zur Orientierung von Arthropoden.* 8. Teil: *Die üblichsten Wege, auf denen die Tiere ihre Umgebung durchsuchen.* Zool. Jahrb., Abt. f. System., Oekol. u. Geograph. d. Tiere, 66.